

Étude anatomique du neurocrâne,
de la ceinture pelvienne
et des ptérygiopodes des Squatinidae
(Pisces, Pleurotremata)
des côtes tunisiennes

par Christian CAPAPÉ et Charles ROUX *

Résumé. — Les auteurs décrivent le neurocrâne, la ceinture pelvienne, et les ptérygiopodes des trois Squatinidae des côtes tunisiennes, *Squatina squatina* (Linné, 1758), *S. aculeata* Cuvier, 1829, et *S. oculata* Bonaparte, 1841. Ils donnent une clé de détermination des espèces fondée sur les caractères décrits, tout en utilisant également d'autres caractères morphologiques, biométriques et méristiques. Les affinités réciproques que peuvent présenter ces trois espèces sont surtout évidentes entre *S. squatina* et *S. aculeata*.

Abstract. — The authors describe neurocranium, pelvic girdle and claspers of the three Squatinids of the Tunisian coast, *Squatina squatina* (Linné, 1758), *S. aculeata* Cuvier, 1829, and *S. oculata* Bonaparte, 1841. They give a key of species using the described characters and also some others, morphological, biometric and meristic. *S. squatina* and *S. aculeata* present more affinities between them than with *S. oculata*.

INTRODUCTION

La famille des Squatinidae est représentée le long des côtes tunisiennes, comme d'ailleurs dans le reste du bassin méditerranéen (KREFFT, 1973), par trois espèces (CAPAPÉ, 1975) : *Squatina squatina* (Linné, 1758), *S. oculata* Bonaparte, 1840, et *S. aculeata* Cuvier, 1829. Bien qu'elles soient inégalement réparties dans les eaux tunisiennes, elles sont cependant capturées en relative abondance (QUIGNARD et CAPAPÉ, 1971) et il a été possible, de ce fait, de cerner certains aspects de la biologie de leur reproduction (CAPAPÉ, 1974a) et d'apporter quelques informations complémentaires à leur systématique (CAPAPÉ, 1974b) déjà abordée par DUMÉNIL (1865), BUDKER (1944), TORTONESE (1956) et ROUX (1977), notamment.

* C. CAPAPÉ : Institut Pasteur, Tunis, Tunisie et Laboratoire d'Ichtyologie et de Parasitologie générale, U.S.T.L. 34060 Montpellier Cedex, France.

C. ROUX : Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée, Muséum national d'Histoire naturelle, 43, rue Cuvier, 75005 Paris, France.

Si la distinction entre *S. squatina* et *S. oculata* est assez aisée, il n'en est pas tout à fait de même entre *S. squatina* et *S. aculeata* et la diagnose de cette dernière espèce est parfois assez floue pour faire douter de sa validité. Les principaux critères de différenciation utilisés dans la littérature sont le plus souvent d'ordre morphométrique (p. ex. : forme et dimensions des nageoires pectorales, position des deux dorsales) ; ils concernent également la structure, la densité et l'emplacement des scutelles dermiques et surtout la spinulation, les valvules ou bordures nasales externes, les membranes ou lisières céphaliques frontales et les franges de l'évent ou membranes pseudobranchiales. L'ensemble de ces derniers caractères a été utilisé par Roux (1977) dans une étude de synthèse sur les Squatinidae de l'Atlantique et de la Méditerranée.

Pour Roux, la spinulation se marque par la présence de forts tubercules épineux dorsaux et céphaliques et de spicules dermiques. Il note l'existence « d'une rangée longitudinale de forts tubercules épineux dorsaux, bien évidente chez *S. squatina* et surtout chez *S. aculeata* » ; il ajoute que cette rangée s'efface chez les adultes de la première espèce alors qu'elle semble bien se conserver chez la seconde, comme ont pu le constater DUMÉRIL (1865), BUCKER (1948), POLL (1951), MAURIN et BONNET (1970) et CAPAPÉ (1974). L'absence ou au contraire la présence de ce caractère peut donc permettre une distinction entre les deux espèces au stade adulte. Les tubercules épineux céphaliques se présentent sous la forme de quelques forts spicules bien individualisés chez *S. oculata* ou comme des plages de denticules assez forts et nombreux chez *S. squatina* et *S. aculeata*. Les tubercules épineux céphaliques semblent se marquer davantage avec l'âge (Roux, 1977). Ils offrent moins d'intérêt que les grands tubercules épineux dorsaux pour distinguer *S. squatina* de *S. aculeata* (fig. 12, 13, 14).

Roux indique, en outre, que ce sont les denticules dermiques de la face dorsale qui fournissent « des caractères vraiment spécifiques ». Chez *S. squatina* ils ont une pointe longue et fine qui rappelle, en vue cavalière, l'aspect d'une tête d'oiseau et de profil celui d'un long crochet. Les denticules de la face dorsale de *S. aculeata* ont une forme pyramidale avec la pointe droite ou légèrement inclinée ; ils sont pratiquement aussi larges que longs et fortement carénés chez les grands individus. Il convient de signaler que si les deux types de denticules sont susceptibles d'exister dans chaque espèce, ils sont en proportions significativement différentes (fig. 12, 13, 14).

Les valvules nasales et les membranes ou lisières céphaliques ont été utilisées par BIGELOW et SCHROEDER (1948) pour différencier huit espèces du genre *Squatina* Risso, 1810. Ces caractères, à notre avis, subissent trop de variations individuelles à l'intérieur d'une même espèce pour qu'on puisse les retenir comme éléments valables.

Le nombre des membranes pseudo-branchiales paraît être significativement différent entre *S. squatina* et *S. aculeata* ; il est, en effet, de 10 pour la première espèce et de 13 pour la seconde (Roux, 1977).

La formule dentaire de *S. squatina* est de 20/20 d'après GARMAN (1913), FOWLER (1936) et TORTONESE (1956) et de 21/22 d'après CAPAPÉ (1974) qui trouve des résultats pratiquement identiques pour *S. aculeata*.

Notons enfin (tabl. I) que QUIGNARD et CAPAPÉ (1971b) donnent pour les formules vertébrales de *S. squatina* et de *S. oculata* des valeurs bien différentes ; cependant la formule vertébrale de *S. aculeata* observée par la suite par CAPAPÉ s'avère très voisine de celle de *S. squatina*.

TABLEAU I.

ESPECE	Taille (en cm)	P.D.1	L.S.C.	F. arc	V. 1.
<i>S. squatina</i>	+ 62	61	94	46	124
	+ 64	60	93	45	124
	59	60	93	45	122
<i>S. aculeata</i>	50	63	96	48	129
	63	63	95	48	129
	71	64	96	48	129
<i>S. oculata</i>	+ 45	80	117	55	147
	+ 50	81	117	56	148
	58	81	118	58	149

Dénombrements des vertèbres effectués de la zone occipitale jusqu'au début de la première dorsale (P.D.1) ; au début du lobe supérieur de la caudale (L.S.C.) ; à la fermeture des arcs hémaux (F. arc) ; à l'extrémité de la caudale (V. t.).

Les résultats précédés de + ont déjà été fournis par QUIGNARD et CAPAPÉ (1971).

L'ensemble des caractères morphologiques cités ci-dessus est intéressant et utile pour permettre une bonne distinction entre *S. squatina* et *S. aculeata*, mais il peut n'être pas totalement satisfaisant, aussi avons-nous choisi d'autres critères remarquables par leur fixité, comme l'anatomie du neurocrâne, de la ceinture pelvienne et des ptérygiopodes ; ils permettront de mieux préciser les différences entre les trois Squatinidae des côtes de Tunisie et même éventuellement de statuer en dernier ressort sur la validité spécifique de *S. aculeata*.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : Tous les spécimens ont été capturés au long des côtes tunisiennes. *Squatina squatina* : 29 spécimens dont 17 jeunes (8 mâles et 9 femelles) et 12 adultes (5 mâles et 7 femelles). *Squatina aculeata* : 21 individus dont 12 jeunes (6 mâles et 6 femelles) et 9 adultes (2 mâles et 7 femelles). *Squatina oculata* : 26 spécimens dont 10 jeunes (8 mâles et 2 femelles) et 16 adultes (12 mâles et 4 femelles).

Squatina squatina (Linné, 1758)

MORPHOLOGIE DU NEUROCRÂNE (fig. 1)

Schématiquement, le neurocrâne se compose de deux parties, une antérieure et une postérieure réunies par une portion intermédiaire rétrécie.

La portion antérieure a une forme losangique et contient les capsules olfactives. En avant, la région frontale présente une dépression médiane bordée de chaque côté par une bosse frontale bien développée qui se prolonge latéralement par une large expansion. Au

centre, on remarque la fontanelle antérieure, piriforme et allongée, qui occupe pratiquement toute la longueur de la portion antérieure ; en position tout à fait postérieure se trouvent les apophyses anté-orbitaires.

La portion postérieure, plus large, est plutôt rectangulaire. De chaque côté on remarque successivement les processus préorbitaires, ptérotiques et postorbitaires, tous très évidents mais les ptérotiques étant plus longs et plus arrondis. Les condyles occipitaux sont peu marqués et limitent une dépression pariétale bien nette. Les foramens occipitaux sont ouverts et arrondis. La fontanelle postérieure est nettement quadrangulaire.

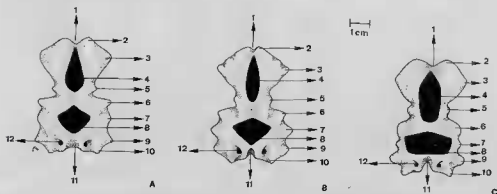


FIG. 1. — Neurocrâne de *Squatina squatina* (A), *Squatina aculeata* (B) et *Squatina oculata* (C). 1, dépression frontale ; 2, bosses frontales ; 3, expansions frontales latérales ; 4, fontanelle antérieure ; 5, apophyses antéorbitaires ; 6, processus préorbitaires ; 7, processus ptérotiques ; 8, fontanelle postérieure ; 9, processus postorbitaire ; 10, condyles occipitaux ; 11, dépression pariétale ; 12, foramens occipitaux.

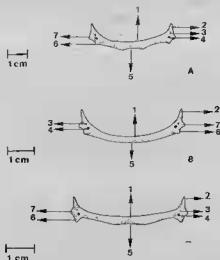


FIG. 2. — Ceinture pelvienne de *Squatina squatina* (A), *Squatina aculeata* (B) et *Squatina oculata* (C). 1, barre pelvienne transverse ; 2, processus prépelviens ; 3 et 4, foramens iliaques antérieurs et postérieurs ; 5, échanerure médiane ; 6, tubercules ischiopubiens ; 7, processus iliaques.

MORPHOLOGIE DE LA CEINTURE PELVIENNE (fig. 2)

La barre pelvienne transverse est légèrement concave vers l'avant, échancrée dans sa portion médiane et postérieure.

Les processus prépelviens, coniques et arrondis au niveau de leur extrémité postérieure, sont bien développés. Les tubercules ischio-pubiens et les processus iliaques sont moins marqués que les précédents ; les foramens iliaques sont bien nets, l'antérieur étant moins ouvert que le postérieur.

ANATOMIE DES PTÉRYGIOPODES

Morphologie externe : Les ptérygiopodes sont coniques, allongés et se terminent en une pointe effilée. Chez les adultes, ils représentent à peu près 10 à 12 % de la longueur totale. L'apopyle et l'hypopyle, en continuité, sont deux fentes étroites, étirées, auxquelles fait suite la gouttière spermatique qui se termine par une large ouverture. La gouttière spermatique est recouverte partiellement au niveau du tiers postérieur dorsal par un repli externe, plus étendu ventralement et un repli interne plus important dorsalement. Le repli interne est plus développé et plus allongé postérieurement que l'externe. Enfin, en étirant sur la gauche et la droite l'extrémité du ptérygiopode, le pseudosiphon, cavité

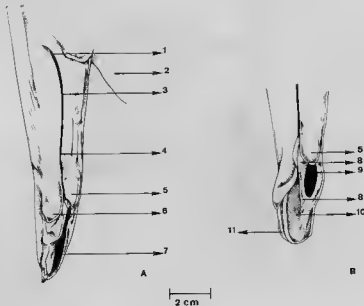


FIG. 3. — *Squatina squatina* (Linné, 1758), ptérygiopodes : A, face dorsale ; B, extrémité face dorsale, partie interne. (1, apopyle ; 2, nageoire pelvienne ; 3, gouttière spermatique ; 4, hypopyle ; 5, repli externe ; 6, repli interne ; 7, couverture de la gouttière spermatique ; 8, pilier ; 9, pseudosiphon dorsal ; 10, ouverture de la gouttière spermatique ; 11, rebord interne de la gouttière spermatique.)

aveugle, apparaît. Il présente une ouverture large et ovale, limitée sur le bord intérieur ou médial par un « pilier » épais et arrondi sur lequel se trouve accolé le rhipidion ; notons aussi que la gouttière spermatique possède un rebord épaissi sur la partie latérale interne de l'extrémité du ptérygiopode (fig. 3).

Anatomie interne : Elle est essentiellement représentée par les pièces squelettiques ou cartilages. Il y a au total huit cartilages : un axial, deux marginaux et cinq terminaux. L'axial est allongé, large, de section quadrangulaire dans sa partie antérieure et devenant arrondie dans la portion postérieure ; il se termine par un appendice qui se présente sous la forme d'une courte pointe effilée, étroite et aplatie. Le dorsal marginal est un manchon incomplet de forme vaguement trapézoïdale qui offre une pointe antérieure bien développée ; la face dorsale est creuse et la face ventrale bombée. Ce cartilage est accolé fortement par son bord latéral interne au bord latéral externe du cartilage axial. Le ventral marginal est plutôt quadrangulaire et aplati ; le bord antérieur est sinueux, avec dans l'angle latéral une pointe bien marquée. Le dorsal terminal 1 est un rectangle allongé dont l'extrémité postérieure est pointue. Il présente une face dorsale plate et une face ventrale plutôt creuse. Le dorsal terminal 2 est vaguement trapézoïdal, aplati, avec un angle postérieur latéral

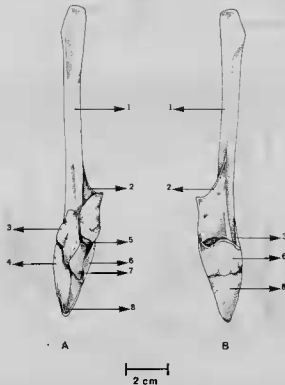


FIG. 4. — *Squatina squatina* (Linné, 1758), ptérygiopodes, pièces squelettiques *in situ* : A, face dorsale ; B, face ventrale. (1, axial ; 2, dorsal marginal ; 3, dorsal terminal 2 ; 4, dorsal terminal 1 ; 5, accessoire terminal ; 6, ventral marginal ; 7, dorsal terminal 3 ; 8, ventral terminal.)

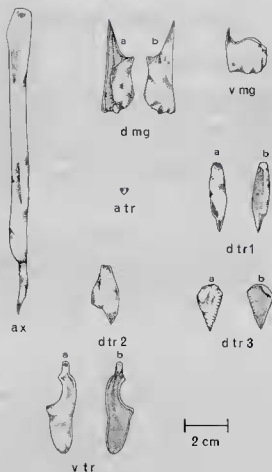


FIG. 5. — *Squatina squatina* (Linné, 1758), ptérygiopodes, détail des pièces squelettiques : a, face dorsale ; b, face ventrale. (ax., axial ; dmg, dorsal marginal ; vmg, ventral marginal ; atr, accessoire terminal ; dtr 1, dorsal terminal 1 ; dtr 2, dorsal terminal 2 ; dtr 3, dorsal terminal 3 ; vtr, ventral terminal).

pointu. Le dorsal terminal 3 est fortement lancéolé avec un bord latéral finement découpé ; la face dorsale est faiblement bombée, la face ventrale plutôt creuse. L'accessoire terminal est un court triangle appendu au bord postéro-interne du dorsal marginal. Le ventral terminal présente deux parties, antérieure et postérieure, bien distinctes mais de longueur peu différente. La partie antérieure est étroite et nettement courbée ; la partie postérieure plus large se termine en doigt de gant (fig. 4 et 5).

Squatina aculeata Cuvier, 1829

MORPHOLOGIE DU NEUROCRÂNE (fig. 1)

La forme générale du neurocrâne de *S. aculeata* s'apparente à celle de *S. squatina*, mais on observe un certain nombre de différences significatives. Au niveau de la partie antérieure, la dépression, les bosses frontales et les apophyses anté-orbitaires sont peu marquées ; à l'inverse, les expansions frontales sont bien évidentes ; la fontanelle antérieure est fortement lancéolée. Au niveau de la partie postérieure, les apophyses préorbitaires sont peu visibles et les processus ptérotiques bien développés ; la dépression pariétale est très étroite.

MORPHOLOGIE DE LA CEINTURE PELVIENNE (fig. 2)

La morphologie de la ceinture pelvienne de *S. aculeata* est, dans l'ensemble, assez voisine de celle de *S. squatina*. Elle apparaît plus longue, avec des reliefs plus accusés, notamment les processus prépelviens, et une échancrure postérieure médiane peu évidente.

ANATOMIE DES PTÉRYGIOPODES

Morphologie externe : Nous retrouvons chez les ptérygiopodes de ce Squatinidae un aspect extérieur identique à celui que nous avons décrit pour l'espèce précédente. Ils ont, cependant, des proportions plus importantes, étant plus larges et relativement plus longs puisqu'ils représentent au moins 12 % de la longueur totale de l'animal. Les deux replis sont peu développés, surtout le postérieur qui serait une sorte de renflement. Le rhipidion semble important et recouvre tout le pilier. Le pseudo-siphon dorsal se présente comme une large ouverture avec une apophyse sur le bord latéral externe (fig. 6).

Anatomie interne : Nous retrouvons, pour les pièces squelettiques des deux espèces, le même nombre et la même distribution. Cependant, pour chaque cartilage, au niveau spécifique, la forme varie sensiblement. Le cartilage axial est allongé, de section quadrangulaire pratiquement sur toute sa longueur. L'appendice postérieur est relativement plus long que chez *S. squatina*, moins pointu et faiblement incurvé dans sa partie médiane. Le dorsal marginal est, comme pour l'espèce précédente, un demi-manchon, mais il est beaucoup plus allongé surtout en ce qui concerne la pointe antérieure. Il s'accole de la même manière sur le cartilage axial ; sur son bord postérieur légèrement ondulé est appendu l'accessoire terminal de forme vaguement triangulaire. Le ventral marginal de *S. aculeata* est semblable à celui de *S. squatina*. Le dorsal terminal 1 est un long trapèze dont l'extrémité postérieure se recourbe vers l'intérieur. Le dorsal terminal 2 est triangulaire avec une pointe antérieure très effilée et un angle latéral qui se recourbe en griffe. Le dorsal terminal 3 est lancéolé et présente un bord interne irrégulièrement découpé. Le ventral terminal est digitiforme, mais nettement échancré au niveau de la portion antérieure de son bord

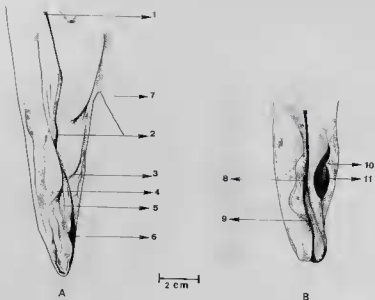


FIG. 6. — *Squatina aculeata* Cuvier, 1829, ptérygiopodes : A, face dorsale ; B, extrémité de la face dorsale, partie interne. (1, apophyse ; 2, hypophyse ; 3, repli externe laissant apparaître le pseudosiphon dorsal ; 4, repli interne ; 5, rhypidion recouvrant le pilier ; 6, 8 et 9, ouvertures de la gouttière spermatique ; 7, nageoire pelvienne ; 10, apophyse latérale externe ; 11, pseudosiphon.)

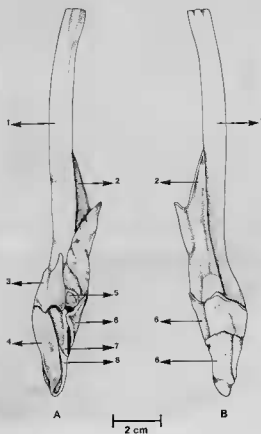


FIG. 7. — *Squatina aculeata* Cuvier, 1829, ptérygiopodes, pièces squelettiques *in situ* : A, face dorsale ; B, face ventrale. (1, axial ; 2, dorsal marginal ; 3, dorsal terminal 2 ; 4, dorsal terminal 1 ; 5, accessoire terminal ; 6, ventral marginal ; 7, dorsal terminal 3 ; 8, ventral terminal.)

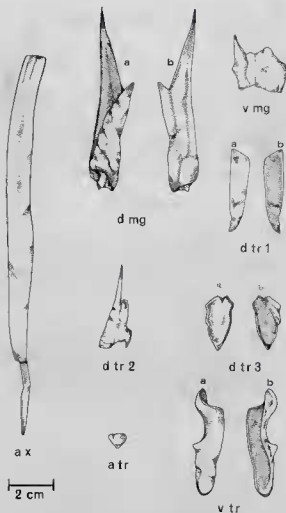


FIG. 8. — *Squatina aculeata* Cuvier, 1829, pterygiopodes, détail des pièces squelettiques (voir légende fig. 4).

interne. En arrière de cette échancrure se trouve une apophyse. La face ventrale est bombée, avec de chaque côté quelques faibles dépressions ; la face dorsale est creuse avec des rebords latéraux bien évidents (fig. 7 et 8).

***Squatina oculata* Bonaparte, 1840**

MORPHOLOGIE DU NEUROCRÂNE (fig. 1)

Le neurocrâne de *S. oculata* ressemble à celui de *S. squatina*, mais la partie postérieure est moins large. Les processus préorbitaires et ptérotiques sont peu évidents ; en revanche,

les processus postorbitaires et les condyles occipitaux font saillie. La dépression pariétale est profonde. La fontanelle antérieure est en forme d'ogive ; la fontanelle postérieure est très large et presque rectangulaire.

MORPHOLOGIE DE LA CEINTURE PELVIENNE (fig. 2)

La ceinture pelvienne de *S. oculata* est relativement beaucoup plus large que celle des deux autres espèces, avec des reliefs et une échancrure médiane bien marqués.

ANATOMIE DES PTÉRYGIOPODES

Morphologie externe : Les ptérygiopodes sont effilés mais robustes. Relativement courts, ils ne représentent que 10 %, au maximum, de la longueur totale des individus adultes. L'apopyle est plus large et plus ouvert que chez les deux autres *Anges* de mer, mais l'hypopyle et la gouttière spermatique sont à peine visibles. Le repli antérieur est marqué par une surface large et plate, le « plateau », sur lequel repose une saillie recourbée et pointue, « le crochet » et un relief arrondi sous-jacent au crochet, le « bourrelet ». Le repli postérieur est plutôt allongé et recouvre presque totalement l'ouverture de la gouttière spermatique (fig. 9).

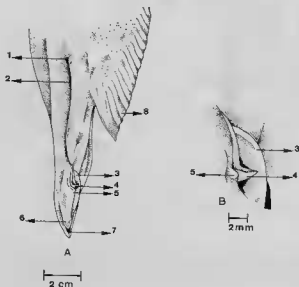


FIG. 9. — *Squatina oculata* Bonaparte, 1840, ptérygiopodes : A, face dorsale ; B, quart postérieur de la face dorsale. (1, apopyle ; 2, gouttière spermatique ; 3, plateau ; 4, crochet ; 5, bourrelet ; 6, repli ; 7, ouverture de la gouttière spermatique ; 8, pelvienne.)

Anatomie interne : Tout comme *S. squatina* et *S. aculeata*, l'armature squelettique des ptérygiopodes de *S. oculata* est constituée par huit cartilages. L'axial, allongé, possède une extrémité antérieure renflée formant un bourrelet de section quadrangulaire ; de plus en plus aplati vers l'arrière, il se termine en un long appendice faiblement recourbé. Le dorsal marginal est un demi-manchon surmonté d'une pointe effilée qui s'accole latéralement au cartilage axial. Le ventral marginal est nettement quadrangulaire et pourvu d'une pointe, au niveau de l'angle latéral externe antérieur. Le dorsal terminal 1 est un bâtonnet rectangulaire dont la face dorsale est plus ou moins bombée et la face ventrale creuse. Son extrémité antérieure est arrondie et correspond au bourrelet. Le dorsal terminal 2 est surmonté d'une longue pointe effilée ; à l'opposé une pointe latérale externe s'incurve et forme le crochet. La face dorsale est plate, parfois déprimée et la face ventrale est creuse. Le dorsal terminal 3, lancéolé, se termine par une pointe très acérée. La face dorsale est faiblement convexe, avec une dépression centrale qui épouse vaguement la forme du cartilage ; la face ventrale est creuse, pourvue de chaque côté d'un fin rebord. Le ventral terminal se présente comme une demi-amphore sectionnée longitudinalement. La face dorsale, légèrement bombée, montre deux larges dépressions, antérieure et postérieure séparées transversalement et légèrement en oblique par un bourrelet. La face ventrale est creuse, parcourue sur presque toute sa longueur par une carène de section quadrangulaire. L'accessoire terminal présente vaguement l'aspect d'un crochet (fig. 10 et 11).

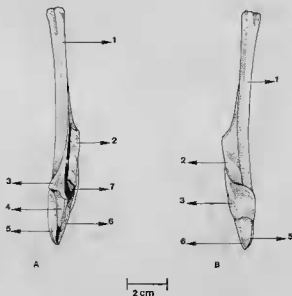


FIG. 10. — *Squatina oculata* Bonaparte, 1840, ptérygiopodes, pièces squelettiques *in situ* : A, face dorsale ; B, face ventrale. (1, axial ; 2, dorsal marginal ; 3, dorsal terminal 2 ; 4, dorsal terminal 3 ; 5, dorsal terminal 1 ; 6, ventral terminal ; 7, accessoire terminal.)

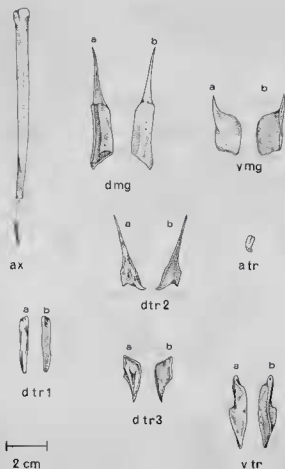


FIG. 11. — *Squatina oculata* Bonaparte, 1840, ptérygiopodes, détail des pièces squelettiques (voir légende fig. 4).

CARACTÈRES MÉRISTIQUES

Chez *S. squatina*, *S. aculeata* et *S. oculata*, nous avons dénombré les vertèbres, les dents et les lamelles pseudo-branchiales.

Vertèbres : Nous avons compté le nombre des vertèbres chez les trois espèces d'Ange de mer selon la méthode de QUIGNARD et CAPAPÉ (1971b). Le tableau 1 rassemble leurs observations et les nôtres. Les formules vertébrales de *S. squatina* et *S. aculeata* sont très voisines et diffèrent sensiblement de celles de *S. oculata*.

Dents : GARMAN (1913), FOWLER (1936) et TORTONESE (1956) donnent 20/20 comme formule dentaire de *S. squatina*, ce que confirment nos observations. De même que pour

les formules vertébrales, les formules dentaires de *S. squatina* et *S. aculeata* sont très voisines et s'écartent de celle de *S. oculata* (tabl. II).

Lamelles pseudobranchiales : Leur nombre est de 10 pour *S. squatina*, 12 pour *S. oculata* et 13 pour *S. aculeata*.

TABLEAU II. — Formules dentaires de *Squatina squatina*, *S. aculeata* et *S. oculata*.

ESPÈCE	NB INDIVIDUS OBSERVÉS	EXTRÊMES	MOYENNE	MODE	VARIANCE	ÉCART- TYPE
Mâchoire supérieure						
<i>S. squatina</i>	29	18-22	20,21	20	1,474	1,214
<i>S. aculeata</i>	21	19-24	20,78	21	1,212	1,100
<i>S. oculata</i>	26	15-19	16,96	17	1,575	1,246
Mâchoire inférieure						
<i>S. squatina</i>	29	18-22	20,19	20	1,444	1,201
<i>S. aculeata</i>	21	19-23	20,46	21	1,119	1,057
<i>S. oculata</i>	26	15-19	16,96	17	1,575	1,246

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

La morphologie générale et les détails de la constitution du neurocrâne, de la ceinture pelvienne et des ptérygiopodes font apparaître des différences sensibles et significatives pour les trois espèces étudiées.

Au niveau du neurocrâne, les différences sont évidentes pour les dépressions frontale et pariétale, pour le développement de certains processus (ptérotiques et préorbitaires notamment), mais aussi et surtout pour la forme des fontanelles antérieure et postérieure ; ce dernier caractère constitue, nous semble-t-il, l'élément fondamental pour séparer les trois espèces au niveau du neurocrâne.

En revanche, les différences morphologiques entre les ceintures pelviennes des trois espèces sont beaucoup moins nettes. Il semble bien, toutefois, que la barre transverse soit moins longue et les reliefs moins marqués, à l'exception de l'échancrure médiane, chez *S. squatina* que chez les autres espèces étudiées ; néanmoins, la ceinture pelvienne ne nous semble pas constituer un caractère suffisant de différenciation.

Cependant, la morphologie et l'anatomie des ptérygiopodes permettent de distinguer aisément les trois espèces d'Anges de mer. En ce qui concerne la morphologie externe, nous avons retenu les proportions générales de l'organe copulateur, la forme et les dimensions du pseudosiphon et surtout la présence du « crochet » et du « plateau » qui constituent

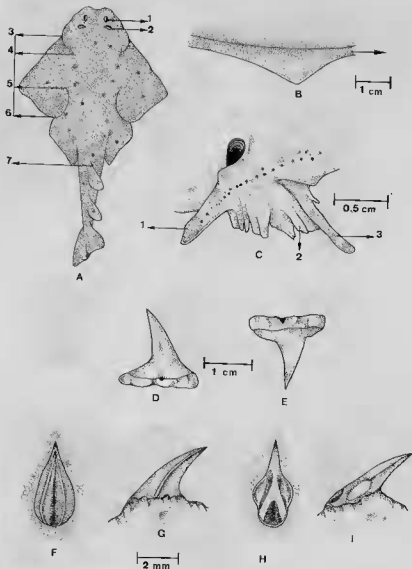


FIG. 12. — *Squatina squatina* (Linné, 1758) : A, Morphologie générale, face dorsale (schématique) : le diamètre des yeux (1) est inférieur à celui des évents (2) ; la base des nageoires pectorales (4, 5) est comprise nettement moins de deux fois dans sa plus grande longueur (3, 6) ; l'extrémité postérieure des nageoires pelviennes est au niveau du bord antérieur de la 1^{re} nageoire dorsale (7). — B, Membrane céphalique frontale marquée d'un lobe triangulaire (la flèche est orientée vers le plan médian). — C, Valvule nasale externe avec deux lobes (1) et (3) digitiformes et appendiculaires bordant le lobe moyen (2) grossièrement découpé au niveau de son bord distal. — D, Dent de la mâchoire inférieure, en position latérale, unicuspidée, à bords lisses et à pointe légèrement oblique. — E, Dent de la mâchoire supérieure, en position latérale, pratiquement identique à la précédente. — F, Tubercule épineux dorsal médian, bicaréné sur toute sa longueur avec un sillon médian entre les deux carènes (vue cavalière). — G, Le même vu de profil. — H, Denticule dermique pointu avec renflements latéraux ovoïdes (1) en vue cavalière. — I, Denticule vu de profil.

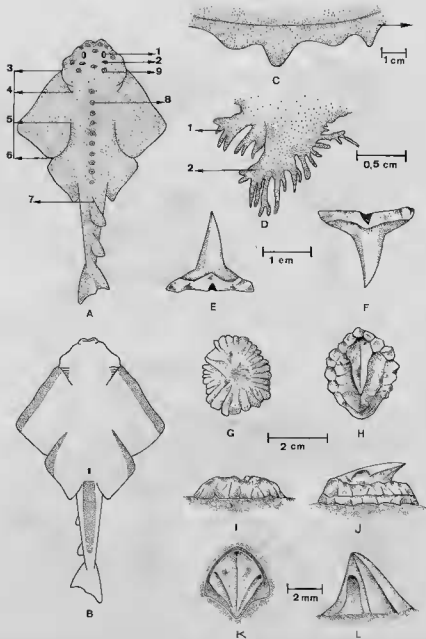


FIG. 13. — *Squatina aculeata* Cuvier, 1829 : A, Morphologie générale, face dorsale (schématique) ; le diamètre des yeux (1) est sensiblement égal ou légèrement inférieur à celui des évents (2) ; la base de la nageoire pectorale (4, 5) est comprise au maximum deux fois dans sa plus grande longueur (3, 6) ; l'extrémité postérieure des nageoires pelviennes est au niveau du bord antérieur de la 1^{re} nageoire dorsale (7) ; présence de tubercules dorsaux médians et céphaliques (9). — B, Morphologie générale, face ventrale (schématique) avec, en pointillé, les zones rugueuses. — C, Membrane céphalique frontale formée de plusieurs lobes qui lui confèrent un aspect nettement ondulé (la flèche est orientée vers le plan médian). — D, Valvule nasale externe de type complexe avec de profondes indentations digitiformes ; le lobe latéral (1) est moins développé que le lobe médial (2). — E, Dent de la mâchoire inférieure, en position latérale, unicuspid, à bords lisses et à pointe légèrement incurvée. — F, Dent de la mâchoire supérieure, en position latérale, unicuspid, à bords lisses et à pointe légèrement incurvée. — G, Gros tubercule céphalique dépourvu d'épine (vue cavalière) ; ce type de tubercule peut se trouver au début de la file des tubercules médio-dorsaux (8). — H, Gros tubercule dorsal médian (vue cavalière) avec une épine échanerée en demi-lune au niveau de son implantation ; ce type de tubercule apparaît parfois au niveau céphalique postérieur. — I, Gros tubercule céphalique vu de profil. — J, Gros tubercule dorsal médian vu de profil. — K, Denticule dermique dorsal à pointe courte et base large (vue cavalière). — L, Denticule vu de profil.

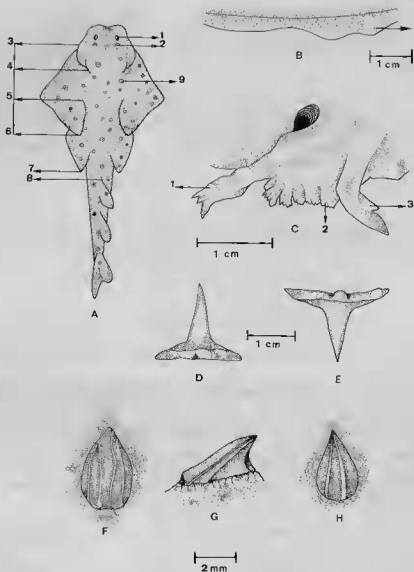


FIG. 14. — *Squatina oculata* Bonaparte, 1841 : A, Morphologie générale, face dorsale (schématisque) ; le diamètre des yeux (1) est égal ou supérieur à celui des événements (2) ; la base de la nageoire pectorale (4, 5) est comprise deux fois ou plus dans sa plus grande longueur (3, 4) ; l'extrémité postérieure des nageoires pelviennes (7) est éloignée du bord antérieur de la 1^{re} nageoire dorsale (8) ; 9, ocelle. — B, Membrane céphalique frontale avec deux lobules lui donnant un aspect faiblement ondulé (flèche orientée vers le plan médian). — C, Valvule nasale externe avec un lobe latéral (1) et un lobe médial (3) appendiculaires et légèrement indentés ; le lobe moyen (2), vaguement quadrangulaire, est finement découpé sur son bord distal. — D, Dent de la mâchoire inférieure en position latérale, unicuspidée, à bords lisses et pointe droite. — E, Dent de la mâchoire supérieure en position latérale, unicuspidée, à bords lisses et pointe droite. — F, Denticule dermique dorsal pluricaréné (vue cavalière). — G, Le même vu de profil. — H, Denticule dermique dorsal bicaréné (vue cavalière) dont le profil est semblable à celui du précédent.

un caractère spécifique fondamental pour *S. oculata* vis-à-vis de *S. squatina* et *S. aculeata*. Les différences morphologiques des cartilages sont nombreuses ; elles concernent tous les composants ; seuls le ventral terminal et le ventral marginal de *S. squatina* et *S. aculeata* présentent quelques ressemblances.

En conclusion de cette étude, il nous a paru intéressant d'établir une clé de détermination regroupant les caractères anatomiques du neurocrâne, de la ceinture pelvienne et des ptérygiopodes et les caractères externes tels que la forme et la structure des denticules dermiques et tubercules dermiques, des membranes ou lisières céphaliques frontales (cf. BIGELOW et SCHROEDER, 1948 ; ROUX, 1977), ainsi que certains caractères biométriques et de coloration utilisés dans la littérature ichthyologique (BUDKER, 1944 ; TORTONESE, 1956 ; BINI, 1967). Les caractères externes sont représentés dans les figures 12, 13 et 14. Nous avons également tenu compte des données méristiques groupées dans les tableaux I et II.

Squatina squatina et *S. oculata* se rapprochent surtout par la structure des valvules nasales et par une relative convergence dans la forme de certains denticules cutanés ; par ailleurs, *Squatina squatina* et *S. aculeata* ont entre eux davantage de convergences morphologiques, biométriques et méristiques qu'ils n'en présentent chacun avec *S. oculata*.

CLÉ DE DÉTERMINATION

1. — Extrémité postérieure des nageoires pelviennes au niveau du bord antérieur de la première dorsale.
 Base de la pectorale comprise au maximum deux fois dans sa plus grande longueur.
 Diamètre des yeux nettement ou légèrement inférieur à la largeur des évents.
 Taille des adultes pouvant dépasser 1,50 m en moyenne et atteindre un maximum de 2 m.
 Au moins 18 à 20 dents sur chaque mâchoire.
 La cuspidé des dents supérieures dirigée vers l'extérieur.
 Moins de 130 vertèbres au total.
 Fontanelle antérieure du neurocrâne piriforme ou ovale allongée ; fontanelle postérieure losangique.
 Ptérygiopodes avec pseudosiphon large ; pilier bien développé sans crochet ni plateau.
 Ventral marginal plutôt élargi ; ventral terminal dépourvu de carène.
 Pas de taches en forme d'ocelles sur la face dorsale..... 3
2. — Extrémité postérieure des nageoires pelviennes éloignée du bord antérieur de la première dorsale. Base de la pectorale comprise plus de deux fois dans sa plus grande longueur.
 Diamètre des yeux égal à la largeur des évents.
 Taille des adultes n'atteignant pas 1 m en moyenne mais pouvant mesurer 1,20 m maximum.
 Moins de 20 dents sur chaque mâchoire ; cuspidé des dents supérieures droite.
 Nettement plus de 130 vertèbres au total.
 Fontanelle antérieure du neurocrâne oblongue et fontanelle postérieure large et subrectangulaire.
 Ptérygiopodes avec un pseudosiphon et un pilier peu développés ; crochet et plateau présents. Ventral marginal plutôt allongé ; ventral terminal avec une carène ventrale longitudinale.
 Ocelles présents sur la face dorsale..... *Squatina oculata*
3. — Face ventrale entièrement rugueuse..... 4
- Rugosités de la face ventrale limitées au bord des nageoires et au niveau de la queue. 5

4. — Pas de forts tubercules céphaliques et dorsaux médians.
Denticules dermiques dorsaux pointus avec des renflements latéraux ovoïdes.
Membrane céphalique frontale marquée d'un lobe triangulaire très net.
Valvules nasales externes avec trois lobes : un rectangulaire et deux appendiculaires.
10 lamelles pseudobranchiales.
120 vertèbres au maximum.
Au niveau du neurocrâne, dépression et bosses frontales bien marquées.
Fontanelle antérieure piriforme et fontanelle postérieure en losange.
Ptérygiopodes présentant un axial avec une pointe postérieure effilée, étroite et aplatie ; dorsal terminal 1 rectangulaire et allongé ; dorsal terminal 2 vaguement trapézoïdal avec l'angle postérieur externe pointu ; partie antérieure du ventral terminal étroite *Squatina squatina*
5. — Rugosité de la face ventrale limitées au bord latéral des nageoires paires et au niveau de la queue.
Denticules dermiques dorsaux à pointe courte et à base large.
Membrane céphalique frontale faite de plusieurs lobules qui lui confèrent un aspect ondulé.
Valvules nasales externes de type complexe avec de profondes indentations digitiformes et comprenant deux lobes dont le médial est plus développé que le latéral.
13 à 14 lamelles pseudobranchiales.
Plus de 124 vertèbres au total.
Au niveau du neurocrâne, dépression et bosses frontales peu marquées ; fontanelle antérieure lancéolée ; la fontanelle postérieure losangique.
Ptérygiopodes montrant un axial avec un appendice postérieur relativement long, peu pointu et fortement recourbé dans sa partie distale. Dorsal terminal 1 trapézoïdal et allongé ; dorsal terminal 2 triangulaire avec une pointe très effilée et un angle latéral recourbé en griffe. Partie antérieure du ventral terminal plutôt élargie..... *Squatina aculeata*

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BIGELOW, H. B., et W. C. SCHROEDER, 1948. — Fishes of the Western North Atlantic. *Mem. Sears Fdn mar. Res.*, New Haven, 1 : 59-576.
- BINI, G., 1967. — Atlante dei Pesci delle coste italiane. Mondo sommerso, Milano, 1 : 206 p.
- BUDKER, P., 1944. — Sur la capture au large du Cap Blanc (Mauritanie) de deux Anges de mer, *Squatina oculata* Bonaparte et *S. aculeata* A. Duméril. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2^e sér., 16 (6) : 426-432.
- CAPAPÉ, C., 1974a. — Observations sur la sexualité, la reproduction et la fécondité de 16 Sélaciens pleurotrèmes, vivipares aplaeentaires des côtes tunisiennes. *Archs Inst. Pasteur, Tunis*, 51 (3) : 229-256.
- 1974b. — Systématique, Écologie et Biologie de la reproduction des Sélaciens des côtes tunisiennes. Thèse de 3^e cycle, Université Paris VI, fasc. 1 à 4 : 140 p., 99 p., 96 p., 193 p.
- 1975. — Sélaciens nouveaux et rares le long des côtes tunisiennes. Premières observations biologiques. *Arch. Inst. Pasteur, Tunis*, 52 (162) : 107-128.
- DUMÉRIL, A., 1865. — Histoire naturelle des Poissons ou Ichtyologie générale. 1, Elasmobranches : 1-720.
- FOWLER, H. W., 1936. — The Marine Fishes of West Africa based on the collections of the American Museum Congo expedition, 1909-1915. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, 70 (par I et II) : vii + 1493 p.
- GARMAN, S., 1913. — The Plagiostoma. *Mem. Mus. comp. Zool. Harv.*, 36 : xiii + 528 p.
- KREFFT, G., 1973. — Squatinidae. In Check-list of the fishes of the north-eastern Atlantic and of the Mediterranean. CLOFNA, 1 : 49 et 50.

- MAURIN, C., et M. BONNET, 1970. — Poissons des côtes nord-ouest africaines (Campagnes de La Thalassa) 1962 et 1968. *Revue Trav. Inst. Pêch. marit.*, **34** (2) : 125-170.
- QUIGNARD, J. P., et C. CAPAPÉ, 1971a. — Liste commentée des Sélaciens de Tunisie. *Bull. Inst. Océan. Pêche, Salammbo*, **2** (2) : 132-142.
- 1971b. — Étude du nombre de vertèbres chez trente et une espèces de Sélaciens des côtes de Tunisie. *Bull. Inst. Océan. Pêche, Salammbo*, **2** (2) : 157-162.
- ROUX, C., 1977. — Les Anges de mer (Squatinae) de l'Atlantique et de la Méditerranée. *Bull. Off. natn. Pêch. Tunisie*, **1** (2) : 159-168.
- TORTONESE, E., 1956. — Leptocarda, Ciclostoma, Selachii. *Fauna d'Italia*, **2** (2) : 1 à 334.

Manuscrit déposé le 25 juin 1980.

